©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

# Milieufeuchtigkeit, Standortsbeziehungen und ökologische Valenz bei Orthopteren im pannonischen Raum Österreichs[1]

Von Alfred Kaltenbach, Wien

Mit 2 Textabbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung am 21. Februar 1963)

## Inhalt

Einleitung — Methodik — Beobachtungsgebiet 97
Terminologie . . . . . 100
Milieufeuchtigkeit und ökologische Valenz bei Larven und adulten Orthopteren 101
Valenztypen . . . . . 102
Vergleich ähnlicher Biotope im pannonischen Raum bezüglich der Orthopterenvalenztypen 112
Zusammenfassung 116
Literatur 117

## Einleitung — Methodik — Beobachtungsgebiet

Die Ökologie der Landtiere befindet sich bezüglich einer exakten Erfassung der Milieufaktoren leider nicht in der gleichen günstigen Lage wie die Limnologie. Es fehlen nicht nur vielfach wirklich brauchbare Arbeitsmethoden, sondern auch die Umweltverhältnisse selbst sind in einem viel stärkeren Maße periodischen und zufälligen Veränderungen unterworfen, als dies im Lebensraum Wasser der Fall ist.

Im folgenden werden die Ergebnisse langjähriger Beobachtungen (1954—1962) über die Ansprüche der Orthopteren einiger Biotope im pannonischen Raum Österreichs hinsichtlich der

Mit Hilfe eines Forschungsstipendiums des Bundesministeriums für Unterricht.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Milieufeuchtigkeit mitgeteilt. Kriterium für das Feuchtigkeitsbedürfnis der in Frage kommenden Arten ist der Grad der Bindung an bestimmte, durch ihren unterschiedlichen Wasserdampfgehalt charakterisierte Pflanzenstandorte. Grundlegende Untersuchungen des Mikroklimas gleicher und ähnlicher Lebensräume liegen in der Literatur vor (SCHLÜTER 1955; JAKOVLEV 1959; GEIGER 1961 [Literaturübersicht]). Es war nicht Aufgabe der hier zugrundeliegenden Untersuchungen Einzelfragen zu klären, die die Transpiration der Orthopteren oder das Klima der bodennahen Luftschicht ihrer Biotope betreffen oder gar den ganzen komplizierten Mechanismus des Beziehungssystems Wasserhaushalt der Geradflügler und Ökoklima in Hinblick auf die Ergebnisse dieser Untersuchungen zu diskutieren. Es war unter den gegebenen Umständen auch nicht möglich, regelmäßige klimatologische Messungen an Ort und Stelle durchzuführen. KÜHNELT hat bereits 1933 darauf hingewiesen, „daß nur länger dauernde Beobachtungen mit Hilfe registrierender Instrumente sichere Schlüsse zulassen, da nicht nur die Extreme, sondern auch die Häufigkeiten bestimmter Temperaturen von Bedeutung sind". Das gleiche gilt selbstverständlich auch für die mit der Temperatur in Wechselbeziehung stehende Milieufeuchtigkeit. „Es ist derzeit also nur mit großem Aufwand an Zeit und Instrumenten möglich, derartige Untersuchungen durchzuführen," sagt KÜHNELT weiter unten in der zitierten Arbeit. Von Sonderfällen abgesehen trifft dies leider auch heute noch zu.

Die Feuchtigkeitsansprüche der Orthopteren wurden indirekt aus einer großen Zahl kritisch miteinander verglichener Einzelbeobachtungen erschlossen, wobei Zusammensetzung und Dichte der Pflanzenassoziationen ihrer Lebensräume für die Beurteilung maßgeblich waren. Die Bindung an Pflanzenstandorte, die durch eine bestimmte Milieufeuchtigkeit gekennzeichnet sind, muß nicht immer primär mit den Feuchtigkeitsansprüchen der Heuschrecken zusammenhängen. Eine Bevorzugung bestimmter Nahrungspflanzen (Nahrungsspezialisten im eigentlichen Sinn sind unter den Orthopteren nicht bekannt) oder die Abhängigkeit von geeigneten Eiablageplätzen können eine strengere Hygrophilie bzw. Xerophilie vielleicht in manchen Fällen nur vortäuschen. Nach allen bisherigen Erfahrungen liegt aber das Feuchtigkeitsoptimum solcher Arten stets nahe den Feuchtigkeitswerten, die in den betreffenden Lebensräumen festgestellt wurden.

Wohl in Anbetracht dieser Umstände hat PRAVDIN (1960) bei seinen Untersuchungen über die ökologische Verteilung orthopteroider Insekten im Kara-Tau-Gebiet mit größerer Präzision nur eine Einteilung in xerophytische, mesophytische und hygro-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

phytische Biotope vorgenommen und verzichtete auf die Darstellung der Valenzbreite der in den betreffenden Lebensräumen vorkommenden Heuschrecken. Es wurde auch mehrfach versucht, möglichst alle wesentlichen ökologischen Faktoren eines Lebensraumes durch Messung oder Schätzung zu erfassen, um die Ansprüche der dort vorkommenden Tiere klarzustellen. Für das Salzlachengebiet am Ostufer des Neusiedler Sees haben FRANZ, HÖFLER und SCHERF (1937) in einer ausführlichen Arbeit diesbezügliche Ergebnisse veröffentlicht. Wegen der frühen Jahreszeit (Mai!), in der die genannten Autoren ihre Untersuchungen durchführten, konnten leider nur wenige Orthopteren beobachtet werden. NAGY hat 1944 in seiner Arbeit über die Heuschreckenwelt der Puszta Hortobágy (Ungarn, jenseits der Theiß) für jede beobachtete Art entsprechende Werte der vier Faktoren „Vegetation, Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Biotop-Unberührtheit" in ein Achsenkreuz eingezeichnet. Obwohl die tetragonalen Figuren, die er durch Verbindung der vier Endpunkte erhält, das Ergebnis subjektiver Schätzungen sind, stimmen die Angaben mit meinen Beobachtungen über die ökologischen Ansprüche der Orthopteren im pannonischen Teil Österreichs recht gut überein. Die Valenzbreite, also Euryökie oder Stenökie gehen aus den Diagrammen von NAGY allerdings nicht hervor.

In dieser Arbeit werden nur Beobachtungen mitgeteilt, die die Orthopterenfauna des Lebensraumes Steppe s. l. (Pioniersteppe — Steppenheide — Kultursteppe — Futterwiese — Riedwiese) betreffen. Die Heuschrecken der Waldrandzone und Gebüschbewohner anderer Biotope sind hier nicht berücksichtigt, wenn sie nicht während eines größeren Lebensabschnittes offenes Gelände, bewohnen. Von den Steppen- und Wiesenheuschrecken sind in diese Darstellung im allgemeinen nur Arten mit weiterer Verbreitung im Gebiet aufgenommen. Streng lokalisierte Formen, wie *Saga* und *Celes*, wurden nicht behandelt. Ein diskontinuierliches Vorkommen ist den meisten erwähnten Arten nachzuweisen.

Auf eine quantitative Bearbeitung des gesammelten Materials wurde verzichtet, da mit den bisher bekannten Methoden nur Ergebnisse erzielt werden, die über den Wert von Schätzungen nicht hinausgehen. In Anbetracht der schwankenden Populationsdichte müssen gerade bei Orthopteren solche Zahlenangaben sehr vorsichtig beurteilt werden, um falsche Schlußfolgerungen zu vermeiden. Keinesfalls bilden jene einen gleichwertigen Ersatz für langjährige, gewissenhaft registrierte Beobachtungen.

Das Beobachtungsgebiet umfaßte die nachfolgend aufgeführten Landesteile Ost-Österreichs:

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

1. Ostseite des Neusiedler Sees von Apetlon bis Neusiedl am See.
2. Nördliches Burgenland: Müllendorf; Kittsee.
3. Weideland südlich von Deutsch Altenburg und Hainburg bis zu den Hundsheimer Bergen.
4. Marchfeld: Fuchsenbigl (Bezirk Lassee); Straudorf; Ober-Siebenbrunn.
5. Östliches Weinviertel: Gaweinstal; Wilfersdorf, Hauskirchen.
6. Südliches Wiener Becken vom Laaer Berg und von Atzgersdorf bis Baden.

## Terminologie

Die Klimaabhängigkeit der Orthopteren ist bereits mehrfach untersucht worden (zusammenfassender Bericht in HARZ 1957). FRANZ (1931, 1933) hat auf die Verwendungsmöglichkeit der thermophilen Elemente als Indikatoren für das Ökoklima hingewiesen. Eine Zoneneinteilung nach den Milieufeuchtigkeitsansprüchen, wie sie von ROEBER (1949) versucht wurde, ist wegen der Veränderlichkeit der Reaktionsbreite einzelner Heuschreckenarten (z. B. der *Chorthippus-dorsatus*-Gruppe) gegenüber dem Faktor Luftfeuchtigkeit in verschiedenen Bezirken ihres Verbreitungsgebietes schwieriger durchzuführen. Als ursprünglich ist wohl der euryhygre Zustand aufzufassen. Die Ausbildung von stenohygren ökologischen (physiologischen) Rassen in ökologisch scharf abgegrenzten Biotopen wurde mehrfach beobachtet. Eine deutliche Scheidung der einzelnen Lebensräume ist in wärmeren Ländern, z. B. im Mittelmeergebiet, klarer zu erkennen als bei uns. In entsprechender Weise ist oft die eidonomische und ökologische Anpassung enger und deutlicher ausgeprägt, wie für die Saltatoria von RAMME (1951), TEICHMANN (1955) und NADIG (1957/58) dargelegt wurde.

Die zur Charakterisierung der Feuchtigkeitsansprüche der Orthopteren verwendete Terminologie ist oft unzureichend, da z. B. als „hygrophil" sowohl Arten bezeichnet werden, die feuchte Biotope bevorzugen, als solche, die auf große Wasserdampfdichte im Milieu angewiesen sind. In der vorliegenden Arbeit werden daher unter Einbeziehung der schon von HESSE vorgeschlagenen Begriffe als Termini technici verwendet:

Hygrobiont — die Art ist auf hohen Wasserdampfgehalt in der Umgebung angewiesen,

Mesohygr — optimale Lebensbedingungen bei mittleren Feuchtigkeitsgraden; starke Austrocknung des Milieus wird nur vorübergehend ertragen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Hygrophil — die Art bevorzugt Biotope mit einem höheren Gehalt an Luftfeuchtigkeit und erreicht nur dort ihre optimale Entfaltung; sie findet aber auch noch bei geringeren Feuchtigkeitsgraden im Milieu (wenigstens für kürzere Perioden) ertragbare Lebensbedingungen.

Tychohygr (h) — weitgehend euryhygre Arten, die aber noch eine gewisse Affinität zu feuchten Biotopen zeigen.

Tychohygr (x) — weitgehend euryhygre Arten, die eine gewisse Affinität zu trockenen Biotopen zeigen.

Xerophil — trockene Biotope werden bevorzugt; größere Wasserdampfdichte im Milieu wird gut ertragen.

Xerobiont — die Art lebt in Biotopen mit geringer Wasserdampfdichte im Milieu und erträgt hohe Luftfeuchtigkeit nur vorübergehend.

Selbstverständlich darf auch diese erweiterte Terminologie nicht starr aufgefaßt werden. Unter dem selben Begriff eingeordnete Arten müssen nicht unbedingt die gleiche Valenzbreite besitzen. Eine gewisse Schematisierung ist hier nicht zu vermeiden.

## Milieufeuchtigkeit und ökologische Valenz der Jugendstände und der adulten Orthopteren

Bei allen bisherigen Einteilungsversuchen bezüglich der Feuchtigkeitsansprüche der Orthopteren wurde stillschweigend angenommen, daß die Larven die gleiche ökologische Valenz besitzen wie die Imagines. Dies muß nun keineswegs immer der Fall sein, wie für viele Arten des Gebietes nachgewiesen werden konnte. Vor einer übersichtlichen Darstellung der diesbezüglichen Beobachtungsergebnisse sollen einige allgemeine Voraussetzungen kurz erörtert werden.

Wir wissen, daß die Luftfeuchtigkeit für den Wasserhaushalt der Landtiere eine ähnliche Bedeutung besitzt, wie die Salzkonzentration im Medium für die Osmoregulation der Wasserorganismen. Erniedrigung des Dampfdruckes im Milieu der Landtiere erfordert eine vermehrte Wasserabgabe durch den Organismus. Vor zu großen Wasserverlusten vermögen sich im Gegensatz zu älteren Anschauungen auch viele Feldheuschrecken nicht nur durch gesteigerte Nahrungsaufnahme, sondern auch durch aktive Transpirationseinschränkung zu schützen (Jakovlev & Kruger 1953). Anderseits stehen Wasser- und Wärmehaushalt in enger Beziehung zueinander. Wärmestauungen, die den Organismus schädigen würden, können durch verstärkte Transpiration vermieden werden. Unter

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

den Orthopteren sind an hohe Temperaturen angepaßte stenotherme Arten meist auch stenohygr xerobiont. Benachbarte Biotope zeigen oft große Unterschiede im Wasserdampfgehalt der bodennahen Luftschicht, vor allem wenn vegetationsfreie und dicht mit Pflanzen bewachsene Plätze aneinandergrenzen. Hier bewohnt z. B. die xerobionte *Oedipoda caerulescens* kahle, sandige Flächen und kehrt auch, wenn sie verfolgt ins Wiesengras flüchtet, bald wieder in den ihr zusagenden Biotop zurück.

Das Feuchtigkeitsbedürfnis der Larven ist ganz allgemein größer als das der Imagines. Dafür scheinen im wesentlichen folgende Faktoren maßgeblich zu sein:

1. Die kutikuläre Transpiration ist bei Larven infolge der zarteren Kutikula und der im Verhältnis zum Körpervolumen größeren Oberfläche relativ stärker als bei den Imagines; sie sind daher der Gefahr der Austrocknung mehr ausgesetzt als diese[2].

2. Während des Häutungsvorganges ist ein hoher Wasserdampfgehalt der Luft erforderlich, da in trockener Luft das neue Integument erstarrt, ehe das Tier aus der alten Haut geschlüpft ist. Aus diesem Grunde finden Häutungen von Orthopteren in der Regel in den Morgenstunden statt, sobald es ausreichend warm ist. Gegen die Tagesmitte zu sinkt der Wasserdampfgehalt der Luft rasch ab (GEIGER 1961). Da Imagines sich nicht mehr häuten, kommen sie — falls sie über Verdunstungsschutzeinrichtungen oder andere Möglichkeiten verfügen, um übermäßige Wasserverluste zu verhindern — mit geringeren Luftfeuchtigkeitsgraden im Milieu aus.

## Valenztypen

In der nun folgenden Übersicht sind die einzelnen Valenztypen in ein System eingeordnet und unter Zugrundelegung der Verhältnisse im Gebiet durch Beispiele belegt. Wie jedes menschliche Ordnungsprinzip in der Natur stellt dieses System eine

[2] Für *Pholidoptera griseoaptera* geben JAKOVLEV & KRÜGER (1953) eine verstärkte Wasserabgabe der älteren gegenüber den jüngeren Larvenstadien an. Die dargestellten Werte zeigen aber eine so große Streuung (Abb. 12 B), daß sie für eine exakte Beurteilung kaum herangezogen werden können. Die von den genannten Autoren angeführte Begründung: „... die heranwachsenden Larven, die in jüngeren Stadien mit den jungen *T*[*ettigonia*] *viridissima* zusammen [auf niedrigen Stauden] vorkommen, wandern allmählich nach dem Boden, also in ein feuchteres Milieu (vgl. GEIGER 1927)", kann ich nicht bestätigen. Bei zahlreichen Beobachtungen in verschiedenen Teilen Österreichs habe ich Larven aller Stadien und Imagines sowohl auf Buschwerk wie auch im Gras und auf Stauden angetroffen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Abstrahierung dar, da wie erwähnt, auch bei Arten, die zur gleichen Gruppe gehören, die „Valenzgrenzen" nicht unbedingt übereinstimmen müssen. Im Gebiet entspricht das dargestellte System weitgehend den natürlichen Verhältnissen; außerhalb desselben ist sein Geltungsbereich für manche Arten zu überprüfen. Aber auch für diese wenigen Arten (*Chorthippus* s. l.; *Conocephalus* u. a.) sind nur geringfügige Abweichungen bezüglich ihrer Reaktionsbreite zur Milieufeuchtigkeit zu erwarten.

A. Wenigstens ein postembryonales Stadium euryhygr:

a) Homoiovalente Arten:

1. Larven hygrophil — Imagines hygrophil.
   α) *Metrioptera roeseli* (HAGENB.)
   β) *Tetrix subulata* (L.)

ad α) Im Marchfeld sind die Biotope von *M. roeseli* und *M. bicolor* (tychohygr [x]) in der Regel streng getrennt. Während die erstgenannte Art z. B. in der Gegend von Fuchsenbiegl auf „Grashorste" in Gebüschnähe beschränkt ist, wurde *M. bicolor* auf Heideflächen, an Wegrändern und in anderen Trockenrasengesellschaften festgestellt. Im Neusiedler-See-Gebiet leben beide Arten bis zum Eintritt der sommerlichen Dürreperiode oft an den gleichen Plätzen. In regenreichen Sommern können sich fast überall im Gebiet die Arealgrenzen der beiden Arten überschneiden. *M. roeseli* bewohnt vorzugsweise feuchte Wiesen in Gewässernähe.

ad β) *T. subulata* ist verhältnismäßig trockenresistent, wurde jedoch von mir im Gebiet ab Mitte Juni nicht mehr vorgefunden.

2. Larven tychohygr (x) — Imagines tychohygr (x).
   α) *Acheta desertus* (PALL.)
   β) *Mantis religiosa* L.

ad α) EBNER (1953) und HARZ (1957) bezeichnen die Steppengrille als xerophil, FRANZ (1936) als hygrophil bzw. (1961) als „thermophil, aber keineswegs xerophil" Nach meinen Erfahrungen im Marchfeld, im nördlichen Burgenland und im Adriagebiet ist diese Art weitgehend euryhygr und findet sich ebenso auf vegetationsarmen, trockenen Ebenen wie in unmittelbarer Nähe von Gewässern (Schilfzone!) oder im überschwemmten Gebiet. Eine schwach ausgeprägte xerophile Neigung wird durch ihre Vorliebe für Ödland mit spärlichem Pflanzenwuchs vielleicht nur vorgetäuscht. Auf der Neusiedler Heide gegen Jois habe ich im Juni 1957 diese Art in beiden Geschlechtern ziemlich häufig auf dem

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

damals stark ausgetrockneten und von klaffenden Sprüngen durchzogenen Boden vorgefunden. Das gleiche Gebiet zeigte im Juni 1961 eine dichte und üppige Grasdecke und es gelang mir nicht, auch nur ein einziges Exemplar von *Acheta desertus* festzustellen. Wohl aber hörte und sah ich mehrmals *Gryllus campestris*. Die Steppengrille tritt in Ostösterreich meist in der kurzflügeligen forma *melas* auf. Von der flugfähigen forma *desertus* fing ich im Juli 1954 bei Fuchsenbigl im Marchfeld und im Juni 1958 in der Umgebung von Illmitz je ein ♀.

ad β) Auch *Mantis religiosa* gilt als xerophil (Ebner 1953), xerotherm (Franz 1961) oder sogar ausgesprochen xerophil (also unserem Begriff xerobiont entsprechend) (Harz 1957). Der letztgenannte Autor erwähnt jedoch in Ergänzung seiner ökologischen Charakterisierung, daß ein verhältnismäßig hohes Feuchtigkeitsbedürfnis, welches sich nur auf die Nahrung erstrecke, vorhanden sei. Teichmann (1955) macht folgende Angaben, die nicht für einen ausgesprochen xerophilen Charakter des Tieres sprechen: „Auch die Gottesanbeterin ist eine Charakterart der Ölbaumzone Korsikas. Sie lebt an sonnigen, aber gut bewachsenen, oft buschigen und etwas feuchten Orten. Auch in Gärten und Olivenhainen ist sie häufig. Zwei Exemplare wurden sogar im extrem feuchten Erlensumpfwaldgürtel des Etang de Biguglia auf hohem Schilf erbeutet." Nadig (1957/58) beobachtete unsere Art „im Schilf am Ufer des Lago di Massaciuccoli in Gesellschaft ausgesprochen hygrophiler Arten (*Conocephalus conocephalus*, *Homorocoryphus*, *Tropidopola cylindrica*, *Paracinema tricolor bisignata*)" Pravdin (1960) führt *M. religiosa* für die „hygrophytischen Biotope" der von Bächen oder Quellen durchzogenen Schluchten des Kara-Tau (Zentralasien) an, während sie für die „xerophytischen Biotope" im Kara-Tau-Gebiet nicht genannt wird (für diese Lebensräume gibt Pravdin die Fangheuschrecken *Bolivaria brachyptera* und *Empusa pennicornis* an). Ich selbst habe *M. religiosa* wiederholt in der Schilfzone des Neusiedler Sees sowie am Ufer verschiedener Gewässer im Adriagebiet und in Iran festgestellt. Wenn auch primär die größere Populationsdichte ihrer Beutetiere in vegetationsreichem Gelände die Wahl des Aufenthaltsortes bedingen mag, so ist doch besonders in südlichen Ländern, wo unsere Art gemeinsam mit anderen Mantiden vorkommt, eine gewisse Vorliebe für dichter bewachsene Orte unverkennbar. Während der heißesten Tageszeit im Sommer halten sich dort nämlich *Mantis* (und *Iris oratoria*) in den dichten Pflanzenpolstern der Triften und Zwergstrauchheiden verborgen und kommen meist erst am Spätnachmittag zum Vorschein,

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

während im gleichen Gebiet *Rivetina fasciata* und *Bolivaria brachyptera* mehr die trockenen Gras- und Felshänge bewohnen. Hier tritt der Unterschied gegenüber wirklich xerophilen Fangheuschrecken deutlich zu Tage. Wohl aber ist *Mantis* weitgehend xerophe r und vermag längere Trockenzeiten gut zu ertragen. Wenn sie in Mitteleuropa (und Osteuropa) hauptsächlich an xerothermen Örtlichkeiten gefunden wird, so hängt dies damit zusammen, daß für Ei- und Larvenentwicklung von *M. religiosa* anhaltende Wärmeperioden notwendig sind, die hier nur in trockenwarmen Gebieten mit entsprechendem Mikroklima zu Verfügung stehen. Gerade während der Embryonalentwicklung und der ersten Larvenstadien wird aber auch ein höherer Grad an Milieufeuchtigkeit benötigt, der im Gebiet infolge der meist reichlichen Niederschläge in der ersten Jahreshälfte wenigstens in dieser Zeit vorhanden ist. FRANZ hat schon 1931 auf fälschlich als Xerophilie gedeutete Thermophilie hingewiesen, freilich ohne auf die Gottesanbeterin Bezug zu nehmen: „Einzelne Tierarten, die bei uns nur im Trockengebiet vorkommen, müssen nämlich infolge ihrer weitgehenden Euryökie in südlichen Ländern als euryhygr bezeichnet werden, was zur Annahme zwingt, daß die Arten nur deshalb in unseren Gegenden die Niederungen meiden, weil deren nicht nur relativ feuchtes, sondern auch kühleres Klima ihren Lebensansprüchen hinsichtlich des Wärmefaktors nicht mehr zu entsprechen vermag, während sie mit der höheren Temperatur im Trockengebiet noch ihr Auslangen finden. Leider ist mangels genauer Untersuchung der Verbreitung der Insektenarten in feuchten und trockenen Arealen im Süden nur schwer und für wenige Arten mit größerer Sicherheit etwas über ihr dortiges Verhalten dem Wasserfaktor gegenüber zu sagen. Unter den Orthopteren ist darum heute ein gutes Beispiel derart bedingter Verbreitung nicht mit Sicherheit zu geben . " Nach allen bisher vorliegenden Beobachtungen, einschließlich meiner eigenen Erfahrungen während eines Zeitraumes von 13 Jahren in Mittel- und Südost-Europa sowie in Iran scheint mir gerade *M. religiosa* die oben erläuterte „Pseudoxerophilie" ebensogut zu belegen wie die von FRANZ angeführten Coleopteren.

b) Heterovalente Arten:

1. Larven hygrobiont — Imagines hygrophil.

α) *Conocephalus dorsalis* (LATR.).

Stets am Ufer von Gewässern oder auf nassen Wiesen in Wassernähe. Im Gegensatz zu *C. fuscus* fand ich diese Art nie im

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

sommerlich trockenen Gras der Steppenheiden. Sie ist aber, wie Roeber (1951) nachgewiesen hat, in Zuchtkäfigen bei trockenwarmem Milieu durchaus resistent und zeigt regelmäßige Stridulationsphasen sowie normale Freß- und Bewegungsaktivität. Die Eiablage ist hingegen stereotyp fixiert und erfolgt nur in Juncus- und Phragmitesstengel. Es scheint aber auch allgemein die Vorliebe für feuchte Biotope (oder die Standortsstetigkeit?) größer zu sein als bei *C. fuscus*, da ich nicht einmal Einzelexemplare in weiterer Entfernung von Gewässern antraf.

2. Larven hygrobiont — Imagines tychohygr (h).

α) *Aiolopus thalassinus* (Fabr.).

Die Larven wurden meist in Wassernähe, jedenfalls aber auf feuchtem Gelände gefunden und waren immer mehr oder weniger grün gefärbt. Imagines besiedelten fast ebenso häufig Steppenheiden, Brachäcker und sandige Wegränder, im Neusiedler-See-Gebiet ausgetrocknete Salzlachen und Feldraine. Hier waren sie nicht selten in Gesellschaft von *Oedipoda caerulescens*, *Sphingonotus caerulans* und *Calliptamus italicus*, also gemeinsam mit xerophilen Arten anzutreffen. Auch ihr Verhalten beim Landen nach ihren charakteristischen Haken- oder Bogenflügen kennzeichnet sie als Ödlandbewohner. Auch auf grasbedeckten Flächen landen sie nämlich fast stets auf freiem Boden und suchen sich vor etwaigen Verfolgern hinter Erdschollen oder in kleinen Bodennischen zu verbergen. Die „Grasheuschrecken" (Stenobothrini) fliegen dagegen die Spitze eines Halmes an und „hanteln" sich mit der Abdomenspitze voran nach unten.

3. Larven hygrophil — Imagines tychohygr (h).

α) *Chorthippus dorsatus* (Zett.).

Roeber hat nach einer 1949 in der Naturwissenschaftlichen Rundschau veröffentlichten Arbeit eine Zoneneinteilung in bezug auf die zunehmenden Ansprüche der Saltatoria an die Boden- und Luftfeuchtigkeit vorgenommen und unterscheidet *Chorthippus dorsatus* — *C. albomarginatus* — *Mecostethus grossus* und *Conocephalus*-Zonen. Eine entsprechende Zoneneinteilung nach dem Feuchtigkeitsbedürfnis läßt sich im östlichen Österreich leider nicht durchführen. Zwar sind *Mecostethus* und *Conocephalus dorsalis* auch im Gebiet brauchbare Indikatoren, aber die *Chorthippus-dorsatus*-Gruppe und *Conocephalus fuscus* erwiesen sich als eury-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

hygr[3], obwohl sie eine schwache Bevorzugung feuchter Plätze erkennen ließen. Nur die Larven dieser Arten benötigen offenbar eine größere Milieufeuchtigkeit, die während ihrer Entwicklungszeit im Frühjahr wohl überall im Gebiet zur Verfügung steht. Ein gradueller Unterschied bezüglich der Feuchtigkeitsansprüche zeigte sich bei *Chorthippus albomarginatus*, *C. dorsatus* und *C. loratus* nicht. Die meisten *albomarginatus*-Exemplare fing ich im Neusiedler-See-Gebiet auf trockenen Heiden und relative Unterschiede hinsichtlich der Häufigkeit der drei Arten waren nur dadurch gegeben, daß *C. loratus* im Gebiet nur lokalisiert vorkommt.

4. Larven mesohygr — Imagines xerophil.

α) *Platycleis vittata* (Charp.).

β) *Chorthippus mollis mollis* (Charp.).

Obwohl beide Arten fast stets Bewohner trockener Biotope sind, besitzt *Chorthippus* die weitere Verbreitung im Gebiet. *Platycleis* ist in bezug auf den Wärmefaktor noch anspruchsvoller und daher im Marchfeld und im nördlichen Burgenland auf Bezirke beschränkt, die mikroklimatisch günstige Bedingungen aufweisen (auch Getreidefelder und Ruderalplätze!). *C. mollis* wurde öfters auch in feuchteren Biotopen gefunden (Roeber 1951). „Doch durchdringt sie nicht in dem Grade die ganze Landschaft wie *brunneus* und *biguttulus*." (Harz 1957). Anscheinend ist ihre lokomotorische Aktivität geringer als die der beiden naheverwandten Arten (Roeber 1951). Vielleicht wird auch bei *C. mollis* die im Gebiet und auch sonst beobachtete Xerophilie durch seine ausgeprägte Thermophilie nur vorgetäuscht. Dafür sprechen außer eigenen Beobachtungen auch Angaben von Fischer (1950). Da mir jedoch über das Verhalten der Art in südlichen Ländern nichts bekannt ist, soll sie in der vorliegenden Arbeit unter dem erwähnten Vorbehalt als xerophil eingereiht werden.

5. Larven tychohygr (x) — Imagines xerophil.

α) *Euchorthippus declivus* (Bris.).

Kühnelt (1939) hat für den naheverwandten *Stenobothrus* (= *Euchorthippus*) *pulvinatus* nach Beobachtungen auf dem Eichkogl bei Mödling (Niederösterreich) eine hochgradige Standortsstetigkeit feststellen können: „Während an den stärker geneigten

[3] Auch Zacher (1917) gibt *C. elegans* (= *albomarginatus*) für trockenes sandiges Ödland bei Danzig und Zehlendorf und vom letztgenannten Fundort auch *C. dorsatus* an, worauf Roeber in einer späteren Arbeit (1951) ausdrücklich hinweist. *Conocephalus fuscus* wird von Zacher auch von trockenen Waldschlägen bei Aschaffenburg erwähnt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Hangstellen nur Imagines auftraten, waren zur selben Zeit in einer kleinen Bodensenke durchwegs Larven vorhanden. Es scheint sich also die weniger günstige Lage als Verzögerung der Entwicklung ausgewirkt zu haben, wobei die Tiere ihren Standort streng behaupteten und nicht die begünstigten, wenige Meter entfernten Hänge aufsuchten." Als wirksamer Faktor für diese Standortsstetigkeit kann freilich auch das größere Feuchtigkeitsbedürfnis der Larven von Bedeutung sein, da Bodenmulden meist vegetations- und daher auch wasserdampfreicher sind als freie Hangstellen. Obwohl beide in Mitteleuropa vorkommende *Euchorthippus*arten in bezug auf ihre Verbreitung als stenök anzusehen sind, läßt sich aus der Beobachtung Kühnelts erkennen, daß bei *E. pulvinatus* eine gewisse Toleranz gegenüber weniger günstigen Klimaverhältnissen (geringere Wärme) besteht. Diese Art kann weder als streng stenotherm noch als ausgesprochen stenohygr bezeichnet werden. Die Angaben Kühnelts stimmen mit meinen Beobachtungen an *E. declivus* im Neusiedler-See-Gebiet überein. In Zicklackennähe bei St. Andrä und bei Podersdorf nahe dem Seeufer fand ich Anfang und Mitte Juni 1961 auf sehr nassem Boden in Gesellschaft hygrobionter und (im Larvenzustand) hygrophiler Arten (*Pteronemobius heydeni*, *Conocephalus fuscus*, *Chorthippus dorsatus*) z. T. schon ziemlich weit entwickelte Larven von *Euchorthippus*. An den gleichen Plätzen stellte ich im Sommer auf dem nun ausgetrockneten Boden zahlreiche Imagines von *Euchorthippus declivus* fest. Vor dem ersten Weltkrieg war diese Art aus Niederösterreich und dem Burgenland nicht bekannt. Den ersten sicheren Nachweis für Österreich gibt Ebner erst 1951. Gegenwärtig ist *E. declivus* an der ganzen Ostseite des Neusiedler Sees und im Donauraum zwischen Petronell und Wolfstal verbreitet und meist auch häufig (Ebner 1951, 1953, 1955; eig. Beobachtungen). 1954 habe ich ihn im Marchfeld (Fuchsenbigl; siehe auch Ebner 1958) und seit 1961 regelmäßig in Wien (Laaer Berg) festgestellt. Ebner (1955) vermutet eine relativ neue Zuwanderung aus dem Osten.

B. Larven und Imagines stenohygr:

a) Homoiovalente Arten:

1. Larven hygrobiont — Imagines hygrobiont.

α) *Pteronemobius heydeni* (Fisch.).

β) *Chorthippus montanus* (Charp.).

ad α) Bei *Pteronemobius* wurde eine Arealerweiterung im Zuge der alljährlichen Frühjahrsüberschwemmungen im Neusiedler-See-Gebiet bis weit ins Steppengebiet hinaus beobachtet (Abb. 1);

selbst Getreidefelder werden vorübergehend besiedelt, wenn sich feuchtes Gelände in der Nähe befindet. Mit zunehmender sommerlicher Austrocknung zieht sich *Pteronemobius* in den Schilfgürtel des Sees zurück.

ad β) Da es sich bei *C. montanus* um eine stenohygre Art handelt, deren Hauptentfaltung erst im August erreicht wird, bleibt er auf Biotope beschränkt, die noch im Hochsommer genügend

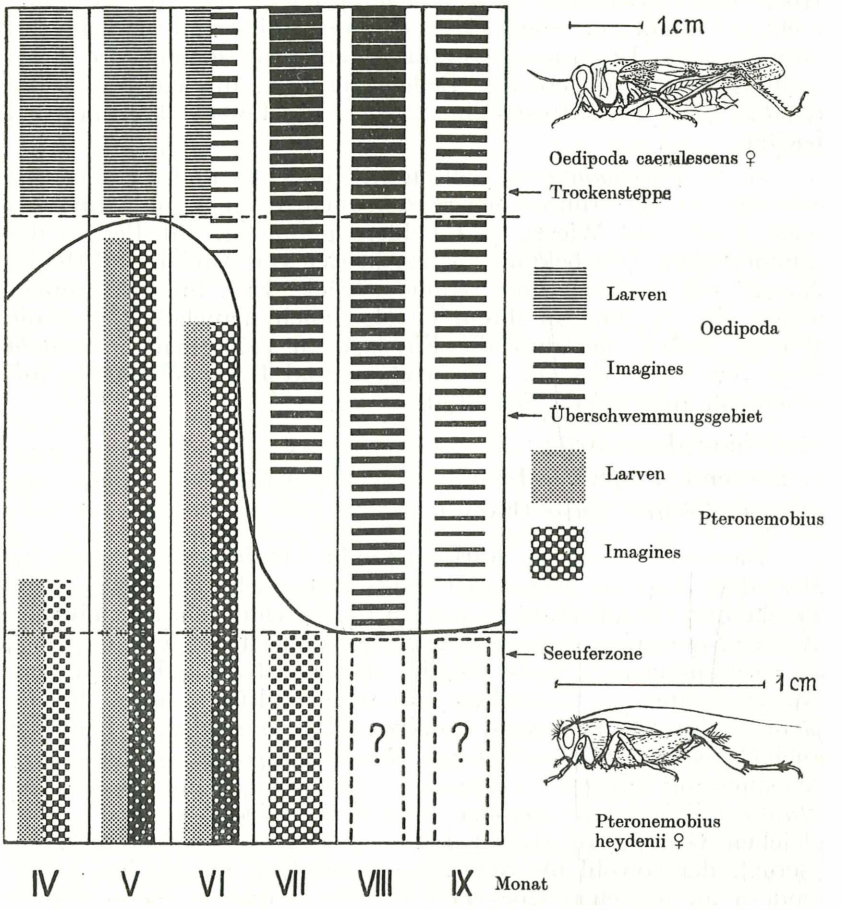


Abb. 1 Schematische Darstellung der periodischen Populationsbewegungen von Oedipoda caerulescens (L.) und Pteronemobius heydenii (Fisch.) im Neusiedlerseegebiet.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Feuchtigkeit aufweisen, hauptsächlich also das Seeufer (KALTENBACH 1963 b, in lit.).

2. Larven mesohygr — Imagines mesohygr.

α) *Gryllus campestris* L.

β) *Tettigonia viridissima* L.

ad α) *Gryllus* lebt auf Wiesen, Trockenrasen und verschiedenen Ruderalstellen, meidet aber in der Regel sehr nasses Gelände. Im Hoch- und Spätsommer können sich die Larven vor Austrocknung recht gut schützen, indem sie sich unter Steine und in Erdlöcher zurückziehen. In diesem Zusammenhang dürfte auch die Feststellung EDERS (1938) von Bedeutung sein, die nachwies, daß *Gryllus* eine verhältnismäßig geringe kutikuläre Transpiration besitzt.

ad β) *Tettigonia*larven halten sich im Gras und auf niederen Stauden auf. Im Frühsommer werden auch Imagines von *Tettigonia* recht häufig auf Wiesen und Feldern gefunden. Mit Beginn der sommerlichen Austrocknung ziehen sie sich von Anbau- und Heideflächen auf Gebüsch und Bäume zurück. Erst im Spätsommer fliegen die ♀♀ (und in ihrem Gefolge auch manches ♂) auf die Wiesen zurück, um dort die Eiablage zu vollziehen. *T. caudata* findet im Marchfeld auf Rübenäckern und Kartoffelpflanzen anscheinend ausreichend Feuchtigkeit vor.

b) Heterovalente Arten:

1. Larven hygrophil — Imagines tychohygr (h).

α) *Conocephalus fuscus* (FABR.).

Diese manchmal als stark hygrophil bezeichnete Art hält im Marchfeld und im Neusiedler-See-Gebiet auch die sommerliche Trockenperiode auf oft dürftigen Rasenplätzen durch. Im südlichen Wiener Stadtgebiet habe ich mehrere Populationen von *C. fuscus* an ausgesprochenen Ruderalstellen durch fast ein Jahrzehnt vom Larvenstadium an beobachtet. Im gleichen Biotop leben *Metrioptera bicolor*, *Chorthippus apricarius* und *C. biguttulus*, stellenweise auch *C. dorsatus*, *C. parallelus* und *Gryllus campestris*. Ich habe diese Art auch auf einigen Trockenrasen regelmäßig gefunden, die von *Mantis religiosa* und *Argyope bruennichi* besiedelt waren. — Zur gleichen Gruppe zu stellen ist auch *Homorocoryphus nitidulus* (SCOP.), der sowohl im Neusiedler-See-Gebiet wie in den Adrialändern an manchen trockenen Plätzen praktisch ebenso häufig ist wie am Ufer von Gewässern. Das Vorkommen beider Arten ist allerdings an das Vorhandensein von Rasenflächen gebunden. Die

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at


Frühjahrsfeuchtigkeit unserer Wiesen und Raine reicht offenbar aus, um ihnen die Embryonal- und Larvenentwicklung zu ermöglichen.

2. Larven mesohygr — Imagines xerobiont oder xerophil.

α) *Oedipoda caerulescens* (L.).

β) *Stenobothrus nigromaculatus* (H.-S.).

Für diese beiden Arten liegen im Seewinkelgebiet ähnliche Verhältnisse vor, wie sie bezüglich Arealerweiterung bzw. Standortsstetigkeit bei *Pteronemobius heydeni* und *Chorthippus montanus* berichtet wurden. War dort die Ausbreitungsgrenze durch die für das Fortkommen benötigte hohe Wasserdampfmenge im Milieu bestimmt, so treten bei diesen thermobionten Heuschrecken die Wärmeverhältnisse im Biotop, verbunden mit einer starken Bindung oder wenigstens Vorliebe für trockene Lebensräume an diese Stelle.

ad α) *Oedipoda* erreicht während der für sie günstigen sommerlichen Trockenperiode eine vorübergehende Arealerweiterung, die sie in die unmittelbare Nähe des Seeufers bringt. Von den höher gelegenen Heideflächen und xerothermen Hängen wandert sie, wahrscheinlich vorwiegend längs der sandbedeckten Feldwege und Brachäcker in die tiefer gelegenen Gebiete ein, die noch wenige Wochen vorher das Aussehen von Sumpfwiesen gezeigt hatten. — Vorübergehende Arealerweiterungen von der geschilderten Art sind nicht so bedeutungslos für die Ausbreitung der Tiere wie es zunächst erscheinen mag. Es ist zwar fast mit Sicherheit anzunehmen, daß die Gelege von *Oedipoda* (falls es dort überhaupt zur Eiablage kommt) zur Zeit der Frühjahrsüberschwemmungen im davon betroffenen Gelände durch die übermäßige Feuchtigkeit zugrundegehen, während die *Pteronemobius*eier im Heidegebiet im Hochsommer vertrocknen. Im April habe ich nur in der Nähe bleibender Gewässer das Zirpen von *Pteronemobius* gehört, erst ab Anfang Juni auch im überschwemmten Steppengebiet. *Oedipoda*larven fand ich im Juni ausschließlich an höher gelegenen Plätzen, die nicht vom Wasser bedeckt gewesen waren. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß einerseits diese periodischen Wanderbewegungen die Kontaktaufnahme sonst isolierter Populationen der gleichen Art ermöglichen und anderseits von der betreffenden Species noch nicht besiedelte, auch für die Fortpflanzung geeignete neue Biotope erschließen können. Damit ist auch stenöken Arten in isolierten Biotopen die Möglichkeit zur Ausbreitung gegeben, wenn auch nur während kurzfristiger Perioden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ad β) *S. nigromaculatus* erlangt zur gleichen Zeit die Geschlechtsreife wie *Oedipoda*, bleibt aber standortgebunden. In stärkerem Maß noch als *Oedipoda* ist er als thermobiont zu bezeichnen (Franz 1933), während die Xerophilie weniger deutlich ausgeprägt ist. Wie oben erwähnt, dürften die hohen Wärmeansprüche auch seine Standortsstetigkeit und damit sein lokalisiertes Vorkommen bedingen.

## Vergleich ähnlicher Biotope im pannonischen Raum bezüglich der Orthopterenvalenztypen

Die Mehrzahl der Arten ist in ihren Jugendständen für eine Zuordnung zu bestimmten Valenztypen noch nicht hinreichend bekannt, während die adulten Tiere nach ihrer Reaktionsbreite gegenüber dem Faktor Luftfeuchtigkeit recht gut eingestuft werden können.

Ein Vergleich ähnlicher Biotope im Marchfeld (Weideland und Ruderalstreifen zwischen Fuchsenbiegl und Straudorf) und im Seewinkel (Hutweide bei Apetlon und Seesteppe zwischen Illmitz und Weiden) zeigte folgende Situation (Abb. 2)[4]:

Hygrobionte Arten fehlen den Trockenrasen im Marchfeld ganz, während sie zur Zeit der Frühjahrsüberschwemmungen im überfluteten Teil des Seewinkels noch in geringer bis recht beträchtlicher Entfernung vom Seeufer angetroffen werden. In der Seesteppe sind selbstverständlich auch hygrophile Arten verbreitet, von denen nur *Metrioptera roeseli*, die zur mesohygren Gruppe überleitet (siehe auch Roeber 1951) im Bereich der Trockensteppe im Marchfeld (an geeigneten, vegetationsreicheren Plätzen nicht selten) gefunden wird. Die Biotope von *M. roeseli* und der im Marchfeld weiter verbreiteten *M. bicolor* sind dort im Gegensatz zum Seewinkelgebiet meist ökologisch scharf getrennt, wie bereits oben angegeben wurde. Von neun tychohygren Arten, die etwas feuchteres Gelände bevorzugen (ohne an dieses gebunden zu sein!),

[4] Auf xerotherme Hänge beschränkte Arten sind in die Abbildung 2 nicht aufgenommen und auch sonst fehlen einige Formen, die mir aus eigener Anschauung nicht hinreichend bekannt sind.

---

Abb. 2. Vergleich der Orthopterengesellschaften ähnlicher Biotope im Seewinkel (Neusiedler-See-Gebiet) und im Marchfeld (Valenztypen). Die schraffierten Flächen stellen (schematisiert) die Biotopfeuchtigkeit bzw. die Valenzbreite dar. Bruchlinien drücken die unscharfe (von Art zu Art etwas verschiedene) Begrenzung der Valenzbreite tychohygrer Formen aus.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

feucht — trocken

VALENZBREITE

| | | Steppenheide: | See-winkel | March-feld |
|---|---|---|---|---|
| STENOHYGR | HYGROBIONT | | | |
| | | Pteronemobius heydeni (Fisch,) | + | — |
| | | Chorthippus montanus (Charp.) | + | — |
| | | Mecostethus grossus (L.) | + | — |
| | MESOHYGR | | | |
| | | Gryllus campestris L. | + | + |
| | | Tettigonia viridissima L. | + | + |
| | | Tettigonia caudata (Charp.) | — | + |
| EURYHYGR | HYGROPHIL | | | |
| | | Metrioptera roeseli (Hagenb.) | + | + |
| | | Conocephalus dorsalis (Latr.) | + | — |
| | | Tetrix subulata (L.) | + | — |
| | | Tetrix bolivari Saulcy | + | — |
| | | Parapleurus alliaceus (Germ.) | + | — |
| | TYCHOHYGR (H) | | | |
| | | Homorocoryphus nitidulus (Scop.) | + | — |
| | | Conocephalus fuscus (Fabr.) | + | + |
| | | Leptophyes albovittata (Koll.) | + | + |
| | | Chorthippus albomarginatus (De Geer) | + | — |
| | | Chorthippus dorsatus (Zett.) | + | + |
| | | Chorthippus loratus (F.-W.) | + | — |
| | | Chorthippus parallelus (Zett.) | + | + |
| | | Aiolopus thalassinus (Fabr.) | + | — |
| | | Epacromius coerulipes pannonicus (K.) | + | — |
| | TYCHOHYGR (X) | | | |
| | | Oecanthus pellucens (Scop.) | — | + |
| | | Acheta desertus (L.) | + | + |
| | | Decticus verrucivorus (L.) | + | + |
| | | Platycleis grisea (Fabr.) | — | + |
| | | Metrioptera bicolor (Phil.) | + | + |
| | | Tetrix tenuicornis Sahlberg | + | + |
| | | Stenobothrus crassipes (Charp.) | + | — |
| | | Chorthippus biguttulus (L.) | — | + |
| | | Myrmeleotettix maculatus (Thunb.) | + | — |
| | | Dociostaurus brevicollis (Eversm.) | + | + |
| | | Mantis religiosa L. | + | + |
| | XEROPHIL | | | |
| | | Gampsocleis glabra (Herbst) | + | — |
| | | Platycleis affinis Fieb. | + | — |
| | | Platycleis montana (Koll.) | + | + |
| | | Platycleis vittata (Charp.) | + | + |
| | | Acrida bicolor (Thunb.) | + | — |
| | | Omocestus haemorrhoidalis (Charp.) | + | + |
| | | Omocestus petraeus (Brisout) | + | + |
| | | Chorthippus mollis (Charp.) | + | + |
| | | Euchorthippus declivus (Brisout) | + | + |
| | | Oedaleus decorus (Germ.) | + | — |
| | | Calliptamus italicus (L.) | + | + |
| STENO-HYGR | XEROBIONT | | | |
| | | Sphingonotus caerulans (L.) | + | — |
| | | Oedipoda caerulescens (L.) | + | + |

Abb. 2

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

kommen vier auch in Gesellschaft xerophiler Arten in beiden untersuchten Steppenbezirken vor. Im Neusiedler-See-Gebiet treten gelegentlich alle tychohygren Heuschrecken außer *Leptophyes* gemeinsam mit wärmeliebenden Formen auf. Die betreffenden Lebensräume sind oft weit von jeder Wasseransammlung entfernt (Marchfeld!). *Leptophyes albovittata* fehlt in der offenen Steppenlandschaft; ich habe diese Art jedoch in der Nähe von Buschwerk bei Fuchsenbigl und Neusiedl am See besonders auf Compositen stellenweise recht häufig gefunden. Die xeropheren und stärker xerophilen Heuschrecken sind in beiden Steppengebieten ziemlich gleichmäßig verbreitet. Einige deserticole Arten, die die Tabelle nicht für das Untersuchungsgebiet im Marchfeld verzeichnet, wurden von Brunner (1881) für die Gegend von Oberweiden nachgewiesen (*Gampsocleis glabra*, *Platycleis affinis*, *Sphingonotus caerulans*, *Oedaleus decorus*), aber in letzter Zeit im genannten Bezirk nicht mehr vorgefunden. Es ist freilich nicht ausgeschlossen, daß diese und andere lokalisierte Arten an geeigneten Plätzen auch im Marchfeld wieder entdeckt werden. Auf die starken Schwankungen der Populationsdichte bei Orthopteren wurde bereits im einleitenden Kapitel hingewiesen.

Die Trockenheit des Marchfeldes hat man wiederholt als eine Folge der Maßnahmen zur Regulierung der Donau angesehen und gelegentlich auch die Meinung vertreten, daß es vor der Regulierung landwirtschaftlich besser ausnutzbar war, da der Grundwasserspiegel früher höher lag. Holzmann (1958) hat nun durch historisch-geographische Archivstudien den Nachweis erbracht, daß die Bauern des Marchfeldes bis in die Regierungszeit Maria Theresias zurück ständig über den ausgedörrten Boden Klage führten. Die von den älteren Orthopterologen für das Marchfeld angegebenen autochthonen Steppenelemente sind heute infolge der intensivierten Bodenbewirtschaftung sehr zurückgedrängt worden. Gerade diese Angaben unterstützen aber die Auffassung, daß die Austrocknungstendenz des Marchfeldes nicht erst mit der Donauregulierung oder mit einer in den letzten Jahrzehnten erfolgten Klimaschwankung in Verbindung zu bringen ist. Einzelne deserticole Orthopteren sind zwar erst nach dem ersten Viertel dieses Jahrhunderts nach Ost-Österreich eingewandert (*Euchorthippus declivus*), die Mehrzahl der xerophilen Heuschrecken ist jedoch für das Marchfeld schon vor der Donauregulierung belegt.

Nach diesem Exkurs über den Zeigerwert der deserticolen Orthopteren im Marchfeld wollen wir in der Besprechung der xerophilen Heuschrecken der beiden untersuchten Steppenlandschaften fortfahren:

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

*Oecanthus pellucens* ist, wie aus Abb. 2 hervorgeht, als tychohygr (x) eingereiht, leitet aber seinem Verhalten und seiner Vorliebe für xerotherme Hänge nach zur folgenden Gruppe der xerophilen Orthopteren über. Im Marchfeld bevorzugt er grasbewachsene Mulden, oft in der Nähe von Gebüsch, geht aber weit ins offene Gelände hinaus, wenn der Boden reichlich mit staudigen Pflanzen bewachsen ist, wie ich auch im Mittelmeergebiet beobachten konnte. An der Ostseite des Neusiedler Sees fehlt er im Steppengebiet (Frühjahrsüberschwemmungen!), ist jedoch auf den Hügeln und Hängen um Neusiedl nicht selten. *Calliptamus* hält sich gerne auf offenen Heideflächen und auf Ackerland auf, ist aber auch an Ruderalstellen im Gebiet zu finden. Völlig vegetationsfreie Stellen, die von *Oedipoda* und *Sphingotus*, vorübergehend auch von *Aiolopus* und *Epacromius* besiedelt werden, meidet er meist und kehrt nach kurzen Ausflügen auf die sandbedeckten Feldwege bald wieder ins Gras der von ihm bewohnten Rasenflächen zurück.

Jakovlev (1957 und 1959) hat Messungen der Luftfeuchtigkeit in mehreren Acrididen-Biotopen vorgenommen und experimentell nachgewiesen, daß die relative Luftfeuchtigkeit, bei der das Regulationsvermögen der untersuchten Arten erschöpft ist, knapp unter den im natürlichen Standort erhaltenen Werten liegt. Für *Chorthippus parallelus* läßt sich ein einheitlicher Wert für die relative Luftfeuchtigkeit im Milieu keinesfalls angeben, da diese Art sowohl mit dem hygrobionten *Chorthippus montanus* gemeinsam im nassen Gras von Uferwiesen, als auch mit dem (von Jakovlev und Krüger 1953) als xerophil angegebenen *Chorthippus biguttulus* zusammen auf manchmal recht mageren Rasenflächen gefunden wird. Die von Jakovlev (1957) vermerkte Zahlenangabe 66 % rel. Luftfeuchtigkeit an dem von ihm untersuchten Standort dürfte einen Durchschnittswert darstellen, der oft überschritten, an manchen Plätzen aber unterschritten wird. Die vom gleichen Autor mit 65 % rel. Luftfeuchtigkeit angegebene Grenze des transpiratorischen Regulationsvermögens bei *C. parallelus* muß noch beträchtlich über der Mortalitätsgrenze liegen, wie zahlreiche eigene Beobachtungen in verschiedenen Lebensräumen zeigten. Dies geht auch aus der Abb. 2 bei Jakovlev 1959 hervor, die die Verteilung verschiedener Acrididier in einem vorwiegend xerothermen Hangbiotop in graphischer Darstellung demonstriert: etwa 10 % der *C.-parallelus*-Population halten sich am Fuß des Hanges bei 47 % rel. Luftfeuchtigkeit auf, während die Hauptmasse (fast 50 %) bei 58 % rel. Luftfeuchtigkeit lebt (also die experimentell ermittelte Grenze der respiratorischen Regulationsfähigkeit noch immer um 7 % unterschreitet). Der euryhygre Charakter von *C. parallelus*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wird weiters dadurch belegt, daß auch JAKOVLEV in der erwähnten Arbeit diese Art sowohl für Hang- wie für Uferbiotope angibt (36 % bis 77 % rel. Luftfeuchtigkeit).

Bei den Arten der *C.-dorsatus*-Gruppe ist die Vorliebe für feuchte Biotope stärker ausgeprägt und auch im offenen Gelände (Trockenrasen im Marchfeld; Hutweiden im Seewinkelgebiet) sammeln sie sich meist in grasreicheren (und daher feuchteren) Mulden, an der stärker bewachsenen Seite von Bodenwellen usw. an. Jedoch scheint wenigstens im Gebiet (und nach ZACHER 1917 auch in manchen Teilen Deutschlands) ihre Reaktionsbreite nach der trockenen Seite hin größer zu sein als bei den in dieser Arbeit als hygrophil bezeichneten Heuschrecken und damit ist wohl eine Einstufung unter die tychohygren Arten mit hygrophiler Neigung gerechtfertigt.

## Zusammenfassung

1. Unter Zugrundelegung von Beobachtungen über die Biotopbindung der Orthopteren an Pflanzenstandorte mit unterschiedlicher Milieufeuchtigkeit im pannonischen Raum Österreichs während eines Zeitraumes von acht Jahren wird ein Einstufungssystem vorgelegt, das der ökologischen Valenz der untersuchten Arten gegenüber dem Faktor Luftfeuchtigkeit entspricht.

2. Larven und Imagines der im Gebiet vorkommenden Orthopteren weisen in dieser Hinsicht nicht immer die gleiche Reaktionsbreite auf. Im allgemeinen ist das Feuchtigkeitsbedürfnis der Jugendstände (auch bei den deserticolen Arten) größer als das der adulten Tiere.

3. Auf den Hutweiden im östlichen Neusiedler-See-Gebiet ist die Zahl der tychohygren Arten um ein Drittel größer, die der hygrophilen und mesohygren Arten ungefähr doppelt so groß wie in Biotopen mit Steppencharakter im Marchfeld. Hygrobionte Orthopteren fehlen in diesen Bezirken dem Marchfeld vollständig. Die oben erwähnten Umstände sprechen dafür, daß viele bisher als hygrophil angesehene Arten nur während der frühen Entwicklungsphasen hohe Milieufeuchtigkeit benötigen. Diese steht während der Frühjahrsüberschwemmungen im Seewinkel regelmäßig zur Verfügung, während die meist geringe Niederschlagsmenge im Marchfeld nicht ausreicht, um angesichts der starken Wasserdurchlässigkeit der Böden und der austrocknenden Tätigkeit des Windes für anspruchsvollere Arten zusagende Biotope zu schaffen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

4. Während der Frühjahrsüberschwemmungen im Seewinkel kann es bei vagilen Arten zu periodischen Populationsbewegungen kommen, die kurzfristige Arealerweiterungen zur Folge haben. Mitunter werden aber im Zuge dieser Populationsbewegungen auch für die Eiablage und Larvenentwicklung günstige Biotope erschlossen, wodurch ihnen eine gewisse Bedeutung im Dienste der Artausbreitung zukommt.

5. Einige oft als xerophil bezeichnete Arten sind in Wirklichkeit xeropher und leben nur wegen ihres starken Wärmebedürfnisses im Gebiet an mehr trockenen Standorten. Diese Auffassung wird allgemein bereits von FRANZ (1931) vertreten und in der vorliegenden Arbeit konnte der Nachweis erbracht werden, daß sie auch für manche Orthopteren Gültigkeit besitzt.

6. Eine ausgeprägte Hygrophilie bzw. Xerophilie kann auch durch andere Faktoren (stereotype Fixierung der Eiablage an bestimmte Pflanzen; Vorliebe für biotopgebundene Nahrungspflanzen usw.) vorgetäuscht werden, wie auch ROEBER (1951) angibt. Wir kennen aber keine Heuschreckenart, die Milieuverhältnisse mit entsprechender Luftfeuchtigkeit nicht wenigstens bevorzugen würde. Solange keine eingehende Analyse aller zusammenwirkenden Faktoren vorliegt, dürfen wir daher auch Arten wie z. B. *Conocephalus dorsatus*, der wie ROEBER (1951) zeigte, verhältnismäßig trockenresistent ist, ruhig als hygrophil bezeichnen.

## Literatur

BEIER, M., 1955: Orthopteroidea/Saltatoptera in BRONNS „Klassen und Ordnungen des Tierreichs". — Leipzig.

BRUNNER V. WATTENWYL, C., 1881: Über die autochthone Orthopterenfauna Österreichs. — Verh. Zool.-bot. Ges. Wien *31*, 215—218.

EBNER, R., 1910: Orthopterologische Notizen: I. Die Orthopterenfauna an der Westseite des Neusiedlersees. — Mitt. Naturw. Ver. Univ. Wien *8*, 74—78.

— 1951: Kritisches Verzeichnis der orthopteroiden Insekten von Österreich. — Verh. Zool.-bot. Ges. Wien *92*, 143—165.

— 1953: Saltatoria, Dermaptera, Blattodea, Mantodea in „Catalogus Faunae Austriae". — Wien.

— 1955: Die Orthopteroiden (Geradflügler) des Burgenlandes. — Burgenländische Heimatblätter *17*, 56—62.

— 1958: Nachträge und Ergänzungen zur Fauna der Orthopteroidea und Blattoidea von Österreich. — Ent. Nachrichtenbl. Österr. und Schweiz. Entomol. *10*, 6—12.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

EDER, R., 1938: Die kutikuläre Transpiration der Insekten und ihre Abhängigkeit vom Aufbau des Integumentes. — Diss. Univ. Wien.

— 1942: idem. — Zool. Jahrb. (Physiol.) *60*, 203—237.

EIDMANN, H., 1937: Die Populationsbewegung der Insekten. — Verh. Dt. Zool. Ges. *10*, 315—316.

FISCHER, H., 1950: Die klimatische Gliederung Schwabens auf Grund der Heuschreckenverbreitung. — Ber. Naturf. Ges. Augsburg *3*, 65—95.

FRANZ, H., 1931: Über die Bedeutung des Mikroklimas für die Faunenzusammensetzung auf kleinem Raum. — Z. f. Morphol. u. Ökol. Tiere *22*, 587—628.

— 1933: Auswirkungen des Mikroklimas auf die Verbreitung mitteleuropäischer xerophiler Orthopteren. — Zoogeographica *1*, 551—565.

— 1936: Die thermophilen Elemente der mitteleuropäischen Fauna und ihre Beeinflussung durch die Klimaschwankungen der Quartärzeit. — Zoogeographica *3*, 159—320.

— 1961: Die Nordost-Alpen im Spiegel ihrer Landtierwelt, Bd. *2*, 13—55. — Innsbruck—Innrain.

FRANZ, H., HÖFLER, K. und SCHERF, E., 1937: Zur Biosoziologie des Salzlachengebietes am Ostufer des Neusiedlersees. — Verh. Zool.-bot. Ges. Wien *86/87*, 297—364.

GEIGER, R., 1961: Das Klima der bodennahen Luftschicht. 4. Aufl. — Braunschweig.

HARZ, K., 1957: Die Geradflügler Mitteleuropas. — Jena.

— 1960: Geradflügler oder Orthopteren in DAHL, „Tierwelt Deutschlands", *46*. Teil. — Jena.

HOLZMANN, G., 1958: Zur Trockenheit des Marchfeldes. — Wetter u. Leben *10*, 90—92.

JAKOVLEV, V., 1957: Wasserdampfabgabe der Acrididen und Mikroklima ihrer Biotope. — Verh. Dt. Zool. Ges. Hamburg 1956, 136—142.

— 1959: Mikroklimatische Untersuchungen in einigen Acrididenbiotopen. — Z. Morphol. u. Ökol. Tiere *48*, 89—101.

JAKOVLEV, V. und KRÜGER, F., 1953: Vergleichende Untersuchungen zur Physiologie der Transpiration der Orthopteren. — Zool. Jahrb. (Physiol.) *64*, 391—428.

KALTENBACH, A., 1963a: Kritische Untersuchungen zur Systematik, Biologie und Verbreitung der europäischen Fangheuschrecken (Dictyoptera — Mantidea). — Zool. Jahrb. (Syst.) *90*, Heft 4 (in lit.).

— 1963b: Zur Soziologie, Ethologie und Phänologie der Saltatoria und Dictyoptera des Neusiedlerseegebietes. — Wiss. Arb. Burgenl. (in lit.).

KARNY, H., 1908: Ergebnisse einer orthopterologischen Exkursion an den Neusiedler See. — Wiener Ent. Ztg. *27*, 92—98.

KRAUSS, H. A., 1909: Orthopterologische Mitteilungen: I. *Nemobius Heydeni* FISCH., eine für Deutschland neue Grille. — Dt. Ent. Z., 137—141.

KÜHNELT, W., 1933: Kleinklima und Landtierwelt. — Zoogeographica *1*, 566—572.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

KÜHNELT, W., 1939: Standortsstetigkeit und Formengliederung bei einigen Landtieren der Ostalpen. — Verh. Dt. Zool. Ges. *12*, 448—456.

— 1943: Die Leitformenmethode in der Ökologie der Landtiere. — Biol. gen. *17*, 106—146.

— 1951: Über die Struktur der Lebensgemeinschaften des Festlandes. — Verh. Zool.-bot. Ges. Wien *92*, 56—66.

MARCHAND, H., 1953: Die Bedeutung der Heuschrecken und Schnabelkerfe als Indikatoren verschiedener Graslandtypen. — Beitr. Ent. *3*, 116—162.

NADIG, AD., 1957/58: Beitrag zur Kenntnis der Orthopterenfauna der Versilia und der Apuanischen Alpen und ihrer Beziehungen zur Orthopterenfauna der insubrischen Region. — Jahresber. Naturf. Ges. Graubünden *87*, 71 p. (SD).

NAGY, B., 1943: Beiträge zur Kenntnis der Orthopteren-Fauna jenseits der Tisza (Ung. Tiefebene) (Ung.). — Folia Ent. Hung. *8*, Fasc. 1—4, 33—44.

— 1944: Die Heuschreckenwelt der Puszta Hortobagy I (Ung.). — Acta sci. Math. Nat. Univ. Franc.-Jos. Kolozsvar *26*, 63 p. (SD).

— 1947: Die Heuschreckenwelt der Puszta Hortobagy II (Ung.). — Közlem. Debreceni Tudomány. Allat. Intéz., 22 p. (SD).

— 1953: Data referring Saltatoria-populations of Hungarian grain-fields (Ung.). — Ann. Inst. Prot. Plant. *6*, 1951. Budapest. 150—167.

PRAVDIN, F. N., 1960: Ecological Distribution of the Orthoptera (s. str.) and Insect orders closely related to them in the Kara-Tau (Russ.). — Zool. Shurnal Ak. Nauk SSSR *1*, 71—83.

REDTENBACHER, J., 1900: Die Dermapteren und Orthopteren (Ohrwürmer und Geradflügler) von Österreich-Ungarn und Deutschland. Wien.

ROEBER, H., 1949: Insekten als Indikatoren des Mikroklimas. — Naturwiss. Rdsch. *11*, 496—499.

— 1951: Die Dermapteren und Orthopteren Westfalens in ökologischer Betrachtung. — Abh. Landesmus. Naturkd. Münster (W.), Heft 1.

SAUERZOPF, F., 1959: Die pflanzengeographische Lage des Großraumes Neusiedlersee. — Die Pflanzengesellschaften des Großraumes Neusiedlersee. — Die Orthopteren des Neusiedlerseeraumes. — Das Neusiedlerseebecken. — Der Seewinkel. — Klima. — Alle in „Landschaft Neusiedlersee", Wiss. Arb. Burgenl., Heft 23. Eisenstadt.

SCHLÜTER, H., 1955: Ein Beitrag zur mikroklimatischen Differenzierung von Pflanzenstandorten. — Wetter u. Leben *7*, 114—122.

TEICHMANN, H., 1955: Beitrag zur Ökologie und Tiergeographie der Heuschrecken Korsikas (Orthoptera, Saltatoria). — Biol. Zbl. *74*, 244—273.

WEIDNER, H., 1954: Die Heuschrecken von Heigenbrücken (Spessart). — Nachr. Naturw. Mus. Aschaffenburg, Heft *43*.

WERNER, F., 1932: Die Orthopteren (Geradflügler) des nördlichen Burgenlandes. — Burgenländische Heimatblätter *1*, 103—106.

ZACHER, F., 1917: Die Geradflügler Deutschlands und ihre Verbreitung. — Jena.